

Trabajo de revisión

El zooplancton de los grandes ríos sudamericanos con planicie de inundación

RECIBIDO: 15/08/2014

REVISIÓN: 22/08/2014

ACEPTADO: 27/08/2014

José de Paggi, S. B.^{1,2} • Paggi, J. C.¹

¹ Laboratorio de Plancton. Instituto Nacional de Limnología (CONICET-UNL). Ciudad Universitaria. Paraje El Pozo S/N, (3000), Santa Fe, Argentina. Teléfono: 54-342-4511645 (int. 104).

² Escuela Superior de Sanidad. Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional del Litoral Ciudad Universitaria. El Pozo S/N, (3000), Santa Fe, Argentina.

E-mail: sjdepaggi@gmail.com

sjose@inali.unl.edu.ar

juanpaggi@gmail.com

RESUMEN: Los ríos de llanura son una singularidad geográfica y ecológica de América del Sur. En este trabajo se analizan los conocimientos sobre el zooplancton lótico, principalmente de las cuencas del Orinoco y Paraná, menos información se posee de la del Amazonas, Tocantins, San Francisco y Magdalena. Un carácter distintivo del zooplancton de los ríos sudamericanos es la composición de sus ensambles de especies muy influenciada por la ubicación biogeográfica de las cuencas. El mayor número de endemismos se registra en cladóceros y copépodos. La abundancia de organismos es baja, con predominio de rotíferos, cladóceros pequeños y nauplios. La fenología del zooplancton está fuertemente influenciada por el comportamiento hidrológico de los ríos, con abundancias máximas en aguas bajas y mínimas en aguas altas. Los estudios a largo plazo de las últimas décadas han documentado

tendencias significativas de disminución en riqueza y abundancia en el zooplancton de la cuenca del Plata.

PALABRAS CLAVE: pulso de inundación, conectividad hidrológica, diversidad, abundancia.

SUMMARY: *Zooplankton of large South American floodplain rivers*

The lowland rivers are a geographical and ecological singularity of South America. In this paper we analyzed the knowledge on lotic zooplankton, mainly from Orinoco and Parana basins; less information about Amazonas, Tocantins, San Francisco and Magdalena basins is available. A distinctive feature of the South American rivers is the species assemblage strongly influenced by the biogeographic location of the basins. The largest number of endemic species is recorded in cladocerans and copepods. The zooplankton abundance is low with dominance of rotifers, small cladocerans and nauplii. The

zooplankton phenology is mightily driven by the hydrological conditions, maximum abundance at low water and minimum at high water. The long term studies of the last decades have documented

significant decreasing trend in richness and abundance zooplankton of La Plata basin.

KEY WORDS: flood pulse, hydrological connectivity, diversity, abundance.

1. Introducción

"No podemos bañarnos dos veces
en el mismo río" (Heráclito de Éfeso, VI a.C.).

El zooplancton de las aguas dulces es una comunidad de invertebrados microscópicos, que raramente exceden en su talla las 2000 μm que incluyen protozoos, rotíferos, cladóceros y copépodos. Viven en suspensión en la columna de agua, con movimientos propios más o menos restringidos y se ubican próximos a la base de las cadenas tróficas constituyendo el alimento de invertebrados más grandes y vertebrados como los peces y aun aves como los flamencos (1). Por las características de inestabilidad y fluctuación de los ambientes acuáticos epicontinentales, Margalef (2) sugiere que el zooplancton actual esta conformado por estirpes que habrían superado una rigurosa selección. Su diversidad taxonómica, abundancia y dinámica está controlada por una

compleja interacción de factores bióticos y abióticos que adquieren distintas preponderancias según los ambientes (3).

En América del Sur, la existencia de grandes ríos es una singularidad geográfica del continente (4), cuyo paisaje esta caracterizado por ríos con planicie de inundación generalmente muy desarrolladas, que alojan infinidad de ambientes acuáticos someros permanentes y temporarios y cursos fluviales de distintas jerarquías; por el contrario, en Sudamérica son menos numerosos los ambientes acuáticos considerados limnológicamente como verdaderos lagos. Los sistemas de ríos de llanura (Fig. 1) constituyen ambientes muy particulares en los que la dinámica fluvial permite una caracterización espacial y temporal definida por la alternancia de sequía-inundación; tienen una alta heterogeneidad espacial sustentada por la

Figura 1. Izquierda, confluencia del Orinoco con el Caroní, río de "aguas negras". Derecha, río Paraná Medio, sección Paraná.



geomorfología y la vegetación entre otros, y una heterogeneidad temporal debida al pulso de inundación. Estos factores son los responsables de la elevada biodiversidad que exhiben (5, 6). El pulso en sí mismo es un macrofactor que regula la existencia, productividad y diversidad de la biota en estos ecosistemas (7). En los ríos de planicie los factores hidrológicos y geomorfológicos inducen a su vez a un alto grado de determinismo en los procesos biológicos, como lo han sugerido Lewis *et al.* (8), puntualmente en sus estudios del Orinoco.

En la historia de la limnología el estudio del zooplancton de los ríos, comenzó tardíamente, ya que los ambientes más estudiados fueron los grandes lagos (1), posiblemente por ser los ambientes acuáticos más conspicuos en los países donde comenzó a desarrollarse esta disciplina. El volumen más importante de investigaciones sobre las comunidades de los ríos de llanura a nivel mundial comenzó en las décadas de los años 1970-1980, si bien los primeros trabajos de zooplancton fluvial o potamo-zooplancton del hemisferio Norte datan de fines del siglo XIX y comienzos del XX, como los de los ríos Rhin, Illinois y Volga (9, 11). El zooplancton de los ríos Sudamericanos comenzó a estudiarse también mucho más adelante. Gessner (12) realizó las primeras observaciones sobre el plancton del río Orinoco en los años '50. Pero los estudios adquirieron un impulso más sistemático y sostenido desde los años '70 hasta nuestros días. No obstante, los ríos cuyo zooplancton fue más estudiado han sido el Orinoco y el Paraná en sus diversos tramos. Los estudios del sistema del Amazonas se refieren principalmente a los ambientes acuáticos de su planicie de inundación y por el contrario, han sido menos estudiados

el canal principal o cauces secundarios. Los estudios en la cuenca del río Magdalena han sido casi exclusivamente restringidos a los ambientes lénticos.

En esta revisión nos centramos en el zooplancton fluvial, del canal principal, cauces secundarios, el "eutotamon" (13) y tributarios, ya que presentan características que le son particulares que los diferencian marcadamente de los ambientes leníticos que aloja la misma llanura. La velocidad del flujo unidireccional, el corto tiempo de residencia del agua, la turbulencia y la carga de sedimentos transportados, junto con las variaciones hidrológicas temporales determinan un escenario de gran complejidad que regula fuertemente la composición, estructura de tallas y el desarrollo de las poblaciones de zoopláncteres a nivel local y temporal. A pesar de esto, pero desde otro enfoque, el curso principal de los ríos representa un ambiente estructuralmente más simple, con menor número de hábitats, predominio de área pelágica, y una zona de transición acuático-terrestre comparativamente menor que los ambientes leníticos. La revisión se sustenta solamente en los trabajos ecológicos y no se consideran las represas que se ubican en los ríos, ya que éstas constituyen en sí mismas otro tipo de ambientes acuáticos, sin dejar de desconocer por ello su influencia en los tramos fluviales aguas abajo.

2. Algunas características particulares de los grandes ríos

En cuanto a su caudal, los más grandes ríos sudamericanos de llanura se ubican en el siguiente orden de importancia: Amazonas, Orinoco, Paraná, Tocantins, Magdalena, Uruguay, San Francisco (4) (Fig. 2). El mayor volumen de agua dulce de América del Sur lo reúnen las cuencas del Amazo-

nas, Orinoco y del Plata (Paraguay, Paraná y Uruguay), cuyos caudales combinados representan más de dos tercios del escurrimiento total del continente que fluye hacia el Atlántico (14).

Además de estas diferencias de caudal cada sistema tiene particularidades propias que determinan un escenario diferente para las comunidades acuáticas que viven en ellos. Los sistemas fluviales del Orinoco y del Amazonas incluyen ríos de "aguas negras", con baja conductividad ($<20 \mu\text{S cm}^{-1}$) pH levemente ácido, baja carga de sedimentos suspendidos ($<50 \text{ mg l}^{-1}$) y de "aguas blancas" con conductividad mayor ($>70 \mu\text{S cm}^{-1}$) pH más neutro o alcalino y mayor carga de sedimentos suspendidos ($>100 \text{ mg l}^{-1}$) (15).

El Paraná no posee diferencias importantes en la acidez–alcalinidad de sus aguas. Pero a nivel de sus tramos varia la concentración de sólidos suspendidos. El Paraná Superior tiene una concentración media relativamente baja de sedimentos suspendidos (93 mg l^{-1}) que aumenta en el tramo medio por el aporte del Bermejo (250 mg l^{-1}) (16). El río Paraguay en su tramo superior drena El Pantanal, uno de los humedales más grandes de mundo ($138\,000 \text{ km}^2$), y su tramo inferior recibe al río Bermejo que aumenta su conductividad y concentración de sólidos suspendidos ($190 \mu\text{S cm}^{-1}$, 257 mg l^{-1} , respectivamente, 17).

El desarrollo de las llanuras o planicies laterales del canal principal es también diferente, Hamilton y Lewis (18) señalan para el Amazonas, Paraná, Orinoco y Paraguay valores de $170\,000$, $13\,000$, $7\,000$ y $2\,000 \text{ km}^2$ respectivamente.

En los ríos de planicie de inundación las fases hidrológicas y las relaciones que se establecen entre canal y llanura puede sintetizarse en: una fase de aguas bajas, cuando el agua está contenida en el canal principal, cauces secundarios y lagunas de la llanura (limnofase), una fase de aguas en ascenso, una fase de aguas altas, en la cual el río desborda su cauce e invade la llanura (potamofase) y una última fase de aguas en descenso en que la masa de agua escurre desde la llanura hacia el canal para encauzarse nuevamente en este. La fase de inundación reduce la heterogeneidad del sistema al inundar los diferentes hábitats, es la máxima conectividad, luego al descender el agua los ambientes recuperan sus propiedades distintivas (6). El régimen de los grandes ríos sudamericanos es monomodal, si bien el del Río Magdalena es bimodal. La regularidad y estacionalidad de las fases húmedas y secas ha experimentado cambios en las

Figura 2. Ubicación de las cuencas de los principales ríos sudamericanos.



últimas décadas por diversas causas, entre ellas la deforestación que aumenta el escurrimiento, desarrollo hidroeléctrico, uso de la tierra, fluctuaciones climáticas. Una consecuencia esperable de esto último es la alteración en los regímenes hidrológicos de los grandes ríos sudamericanos (19).

En cuanto a las características de la biotas relacionadas tróficamente al zooplancton, los ríos presentan una densidad algal baja (20). En lo que respecta a la fauna íctica, los grandes sistemas fluviales de Sudamérica, tropicales y templados, tienen en común la alta abundancia de peces detritívoros de las familias Prochiolodontidae, Curimatidae y Loricariidae y grandes depredadores de la familia Pimelodidae (21).

3. El zooplancton en los ríos sudamericanos: estrategias de estudio

Las comparaciones del zooplancton entre los grandes sistemas fluviales de Sudamérica presentan ciertas dificultades dada la diversidad de enfoques de las investigaciones realizadas. Unas han tenido un enfoque "extensivo" y otras "intensivo". En el caso de las primeras los estudios se han centrado en muestreos extensivos a lo largo de los cursos principales, en un único momento hidrológico determinado o en 2 ó 3 situaciones hidrológicas diferentes, una excepción la constituye un trabajo sobre el zooplancton del Orinoco, basado en un muestreo longitudinal incluyendo varias estaciones durante cuatro años, con periodicidad quincenal y luego mensual (22). En algunos casos los muestreos de distribución longitudinal se han aproximado a muestreos "Lagrangianos" donde se estudia una misma masa de agua en su desplazamiento aguas abajo. Los estudios "intensivos" han estado restringidos a

las variaciones temporales y provienen de monitoreos a lo largo de pocos o muchos años o a nivel de periodos hidrológicos particulares. La frecuencia de los muestreos ha sido muy variable, muestras semanales, quincenales, mensuales, trimestrales. Obviamente los resultados más representativos en cuanto a respuestas de las poblaciones a los parámetros ambientales los dan aquellos con una frecuencia de muestreo menor, dado los cortos ciclos de vida de los organismos del zooplancton.

En muchos casos, dada la extensión de los ríos, los estudios de variaciones temporales se han centrado en un tramo determinado del canal, pero en el caso del Paraná Superior se han estudiado simultáneamente ríos y lagunas de la planicie, aunque diferenciándose menos el comportamiento individual de los ríos.

La toma de muestras requiere también atención por cuanto en general, dadas las bajas abundancias del zooplancton fluvial se requiere del filtrado de grandes volúmenes de agua (≈ 100 litros) para obtener muestras representativas, y no siempre se ha tenido en cuenta este factor. Respecto de los equipos de muestreo, se han empleado bombas cuyo efecto selectivo no es importante en los ríos, como puede serlo en lagunas y lagos; trampas tipo Schindler-Patalas o bien se ha extraído subsuperficialmente importantes volúmenes mediante recipientes abiertos para su posterior filtrado. El tipo de mallas usadas también merece su consideración. Las aberturas de poro mayores a $50\text{--}60\ \mu\text{m}$ dejan pasar muchas especies de rotíferos, esto puede influenciar los resultados obtenidos. Por otro lado una malla mayor de $50\ \mu\text{m}$ puede ser inadecuada para los protozoos, los que, principalmente en ríos antrópicamente alterados, son muy abundantes.

Un aspecto importante es la resolución taxonómica empleada en el análisis de las muestras. La mayoría de los trabajos en ríos ha sido realizada por ecólogos y no por taxónomos especializados, una baja resolución a nivel de género o identificaciones erróneas debilitan la base de datos en lo que respecta no solo a la diversidad taxonómica sino también las evaluaciones de respuestas individuales de las especies frente a los parámetros ambientales.

4. Características del zooplancton fluvial

Independientemente de la ubicación geográfica de los ríos, el zooplancton fluvial se caracteriza por la dominancia de rotíferos, cladóceros pequeños, principalmente Bosminídeos y la representación de los copépodos por sus estadios inmaduros (nauplios y copepodiditos) (23).

Havel *et al.* (24) plantean como un enigma la persistencia del plancton en los ríos ¿cómo pueden sostenerse las poblaciones cuando hay una pérdida continua de organismos? A las condiciones altamente selectivas de los ríos como el reducido tiempo de residencia del agua, turbulencia, carga de sedimentos suspendidos, la respuesta es un predominio de organismos de talla pequeña y estrategias r, con ciclos de vida corta que contrarrestan la advección a que son sometidos permanentemente y mecanismos de selección alimentaria capaces de evitar la incorporación de partículas minerales suspendidas. Por otro lado, Margalef (25) ha sugerido que el carácter turbulento de los ríos, da lugar a remolinos y reflujos que mantienen a los organismos mucho más tiempo que el que demora la masa de agua en trasladarse de un lugar a otro incrementando, de este manera, el breve tiempo de residencia del agua. Los estudios realizados en los ríos de los sistemas Ori-

noco, Amazonas, Paraná, Paraguay y ríos de menor jerarquía de las distintas cuencas, muestran un zooplancton de tallas pequeñas, dominado por rotíferos en cuanto a la densidad y composición taxonómica.

Respecto de la biomasa, Saunders y Lewis (22) mostraron que en términos de biomasa los cladóceros son dominantes en el canal principal del Orinoco, pero en su tributario de “aguas blancas”, río Apure, la mayor biomasa corresponde a rotíferos al igual que en el Salado del Sur, tributario de la cuenca del Plata (26).

Una característica compartida por los ríos Amazonas, Orinoco, Paraná y Paraguay es la frecuencia de los géneros *Bosmina* y *Bosminopsis* entre los cladóceros, y *Lecane proietta*, entre los rotíferos (17, 27–30). Hynes (31) señala que los organismos de forma globosa tendrían más ventajas en persistir en los ríos y tanto Bosminídeos como dicha especie de *Lecane* poseen esa forma. Esta última, pese a ser de un género de hábitat litoral, es encontrada frecuentemente en los ríos sudamericanos, tanto de “aguas blancas” como “negras” (32, 34). Por otro lado, Rotíferos y Cladóceros de formas delicadas, elongadas, con valvas más delgadas como las especies del género *Diaphanosoma* presentes en los humedales de las llanuras, no son abundantes en el canal principal de los ríos.

A diferencia del sistema del Orinoco y Amazonas y aún de otros tramos del río Paraná, en el Paraná Superior las amebas testáceas son un componente muy importante en cuanto a densidad en el zooplancton (35, 37), presentando también una gran diversidad de taxones representantes de los géneros *Arcella*, *Centropyxis* y *Diffugia* principalmente (38). Solamente en el río Negro, tributario del Paraná y en el Delta del Paraná, Frutos *et al.* (17) y Modenutti (39), respecti-

vamente, registraron amebas testáceas en el plancton. En este último trabajo su autora utilizó una red de malla de 30 μm , pero en el Paraná Superior y en el río Negro se usaron mallas de 53–68 μm . En un tributario de la cuenca del Plata, con elevada conductividad, aunque también impactado por la actividad antrópica, los ciliados son también un componente importante, aun en biomasa (26).

En el canal principal del eje Paraguay–Paraná y en el Río Uruguay desde fines de los años '90, las larvas veliger del molusco invasor *Limnoperna fortunei* son también un elemento frecuente y abundante en el zooplancton (40–42).

En cuanto a la diversidad funcional, que ha sido menos analizada, en el caso del Río Paraná Medio, se ha observado en aguas

bajas un predominio de rotíferos micrófagos y de cladóceros filtradores selectivos como *Bosmina* (42). Teniendo en cuenta las características de los ríos, donde el detritus es un recurso alimentario muy importante (43) no es de extrañar que dominen los rotíferos micrófagos detritívoros y entre los cladóceros aquellos que pueden seleccionar efectivamente el alimento entre una alta densidad de partículas finas inorgánicas.

Otra característica del zooplancton de los ríos sudamericanos, compartida con los ríos del mundo no afectados seriamente por la actividad antrópica, es la baja abundancia del zooplancton (Tabla 1), muy diferente de los valores de abundancia que alcanza esta comunidad en las lagunas de las planicies de los mismos ríos.

Tabla 1. Valores medios (X) de la abundancia de zooplankton (ind.l⁻¹). * Canal principal.

| Ríos | X | Autores | Observaciones |
|------------------------------|-----|---------|--|
| Orinoco Inferior y delta * | 53 | 27 | Un muestreo en aguas bajas, 14 estaciones |
| Orinoco Inferior y delta * | 8 | 27 | Un muestreo en aguas altas, 21 estaciones |
| Orinoco (Río Apure) | 142 | 33 | Muestreo de 15 meses. Río de aguas blancas |
| Orinoco (Río Caura) | 8 | 32 | Muestreo de 24 meses. Río de aguas negras |
| Paraná Alto (río Baía) | 52 | 30 | Cuatro años de muestreo trimestrales, 1 estación |
| Paraná Medio (Corrientes) * | 31 | 44 | Cuarenta y cinco meses muestreos mensuales, 3 estaciones |
| Paraná Medio (Paraná) * | 21 | 28 | Cuatro años muestreos mensuales, 1 estación |
| Paraná Inferior | 22 | 116 | Cuatro muestreos, 5 estaciones |
| Paraguay superior* | 43 | 17 | Un muestreo en aguas bajas, 22 estaciones |
| Paraguay inferior* | 61 | 17 | Un muestreo en aguas bajas, 9 estaciones |
| San Francisco (Itaparica)* | 1,2 | 117 | Once muestreos horarios, 2 días, 1 estación |
| San Francisco (río Brígida) | 23 | 118 | Un muestreo, 1 estación |
| San Francisco (río Piranhas) | 33 | 118 | Un muestreo, 1 estación |
| Uruguay* | 38 | 84 | Seis muestreos mensuales, 1 estación |

5. Diversidad taxonómica y rasgos biogeográficos

A pesa de las condiciones selectivas que impone el medio lótico, los ríos sustentan una importante riqueza específica. El número de especies en una fecha determinada puede ser pequeño y varía según la época del año

y las condiciones hidrométricas, pero la riqueza acumulativa anual generalmente es muy alta, principalmente de rotíferos (Tabla 2). El número de taxones de copépodos es más difícil de determinar debido a que habi-

tualmente hay un marcado predominio de las formas larvales en tanto que los adultos, necesarios para su determinación taxonómica, son muy escasos. De todos modos es importante señalar de que la riqueza puede estar sin duda subestimada, muchos organismos principalmente rotíferos de cuerpo blando no pueden ser determinados taxonó-

micamente con certeza a causa de artefactos de fijación, el bajo número de individuos tampoco provee material suficiente para buenas identificaciones y por otro lado están los problemas taxonómicos propios en géneros limnéticos como *Filinia* y *Polyarthra* que han sido insuficientemente estudiados en la región Neotropical.

Tabla 2. Número de especies en distintos ríos. *cauce principal, **otros datos inéditos (José de Paggi).

| Ríos | Riqueza | Autores | Observaciones |
|--|---------|---------|--|
| Amazonas (eje Solimoes-Amazonas)* | 127 | 29 | Recopilacion de varios autores. Rotíferos y copépodos |
| Amazonas (Río Negro) | 50 | 29 | Recopilacion de varios autores. Rotíferos y copépodos |
| Amazonas (Río Nhamundá) | 143 | 29 | Recopilacion de varios autores. Rotíferos |
| Amazonas (Río Tapajós) | 134 | 29 | Recopilacion de varios autores. Rotíferos y copépodos |
| Orinoco Alto y Medio* | 124 | 34 | Cinco muestreos anuales, 7 estaciones |
| Orinoco Inferior y delta* | 148 | 27 | Dos muestreos y un total de 35 estaciones |
| Orinoco (Río Caura) | 72 | 32 | Dos años muestreo |
| Magdalena* | 50 | 45 | Muestreos sin frecuencia especificada, durante 6 meses, 3 estaciones |
| Paraná Superior | 196 | 38 | Datos de un total de 280 muestras de varios ríos del sistema |
| Paraná Superior (Río Baía) | 68 | 30 | Riqueza año 2002, muestreo trimestral |
| Parana Alto (seccion Corpus-Ita Ibaté)* | 58 | 76 | Dos años muestreo |
| Paraná Alto (ciudad de Posadas)* | 27 | 119 | Muestreo bimensual años 1996 a 1998 |
| Paraná Medio (Corrientes-Resistencia)* | 127 | 44 | Tres años de muestreo . Datos de la ribera derecha |
| Parana Medio (Corrientes-Resistencia)* | 75 | 44 | Tres años de muestreo . Ribera izquierda 75 spp |
| Paraná Medio (Paraná)* | 167 | 28** | Datos de diversos años en el periodo 1976-2008 . |
| Paraguay (Superior e Inferior)* | 186 | 17 | Dos muestreos y untotal de 43 estaciones |
| San Francisco* | 66 | 117 | Dos muestreos, 7 estaciones |
| San Francisco (Río Santa Brígida) | 33 | 118 | Un unico muestreo, 1 sola estación |
| Tocantins * | 35 | 29 | Recopilacion de varios autores. Rotíferos y copépodos |
| Uruguay * | 48 | 84 | Muestreo mensual en 6 meses. Aguas abajo de la represa S.Grande |

La composición taxonómica del zooplancton de los ríos sudamericanos está dominada por rotíferos, con especies limnéticas y litorales, representantes de casi todas las familias conocidas de la clase Monogononta. El mayor número de especies se ha observado en los géneros: *Lecane*, *Brachionus* y *Trichocerca* (27–28, 38, 44–45, entre otros). En cuanto a frecuencia y abundancia, los más importantes son principalmente *Keratella*, *Polyarthra* y *Filinia* (17, 30, 32, 46–47, entre otros). *Brachionus* es un género de origen gondwánico, con un genocentro pro-

bable en la región Neotropical (48). *Lecane*, con un genocentro tropical, presenta un gran porcentaje de especies “tropicopolitas” (casi el 50 % de las descritas) y fuertes endemismos en la región Neotropical (49).

Entre los cladóceros la diversidad mayor se encuentra en los géneros litoral-bentónicos principalmente Chydoridae y Macrothricidae (34, 36, entre otros), pero a nivel de abundancia y frecuencia resultan dominantes las especies de *Bosmina*, *Bosminopsis*, *Moina* (22, 32, 42) y, en menor grado, *Diaphanosoma* y *Ceriodaphnia*. Resultan notables

las bajas abundancia y frecuencia del género *Daphnia* representado por muy pocas especies de presencia ocasional de *Daphnia* s.str. y la ausencia casi absoluta de representantes de subgénero *Ctenodaphnia*. En general, los cladóceros de estos ríos exhiben un alto grado de endemismo a nivel de región Neotropical incluyendo casos de distribución mas restringida como *Bosminopsis negrensis*, (Fig. 3, 27) cuya distribución se limita a la "aguas negras" de los ríos Orinoco y Amazonas e *Ilyocyptus elegans*, hasta el presente registrado solo en el río Paraná. También resulta interesante la presencia de un quidórido *Nicsmirmovius fitzpatricki*, perteneciente a un género cuyas especies parecen tener particular afinidad con ambientes lóticos habiendo sido halladas en ríos de varios continentes, tales como Amarillo, Mississippi, Sokoto, Mekong, Pearl (50, entre otros).

Los copépodos encontrados en los ríos están representados por varias especies de calanoideos endémicos de la región Neotropical, particularmente de Diaptomidae de los géneros *Notodiaptomus*, *Argyrodiaptomus* y *Rhacodiaptomus*, y una de Centropagidae (*Boeckella bergi*).

El género *Notodiaptomus* se encuentra representado por numerosas especies en los tres principales ríos dentro de la región Neotropical en tanto que *Rhacodiaptomus* (Fig. 3) está prácticamente restringido a los ríos Amazonas y Orinoco (29) y *Argyrodiaptomus* se distribuye más al sur particularmente en la cuenca del río de La Plata.

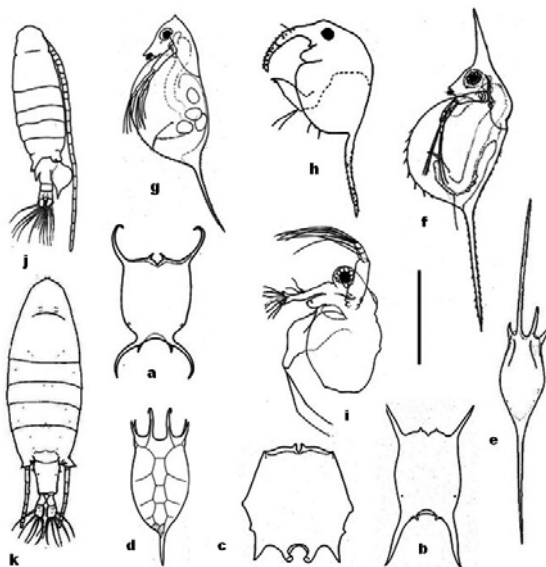
El análisis de las listas de especies de Orinoco, Amazonas, Paraná, Paraguay muestra muchos elementos tropicales en común (17, 29, 34, 42, 51). Los tramos medio e inferior del Paraná no pueden considerarse en sentido estricto como tropicales pero el río fluye desde el trópico

húmedo a la región templada húmeda y arrastra organismos de aguas arriba, por lo que estos tramos tienen taxones tropicales. En el Paraná Medio, algunas especies claramente termófilas aparecen restringidas a primavera-verano, como el género *Ploesoma* (28). Entre los elementos que podríamos llamar australes, es frecuente el registro de *Boeckella bergi* cuya distribución en cambio, comprende el extremo sur de Sudamérica únicamente.

La ubicación de los ríos más grandes de Sudamérica en una misma subregión biogeográfica Guayano-brasilera de la región Neotropical, y la conexión temporaria que se establece entre Orinoco y Amazonas (52) y Amazonas y Paraná (14) permite que compartan muchas especies. Entre los rotíferos podemos señalar especies endémicas de la Región Neotropical, *Brachionus dolabratus*, *B. mirus*, *B. insuetus*, *Hexarthra intermedia braziliensis*, *Lecane amazonica*, *L. braziliensis*, *L. proiecta*, *Testudinella ohlei*, y *Lepadella donneri*, entre otras. Entre los cladoceros *Moina minuta*, *M. reticulata*, *Diaphanosoma fluviatile*, *D. espinulosum*, *D. brevirreme*, *Daphnia gessneri* (Fig. 3). A su vez los ríos Paraná y Uruguay estuvieron estrechamente conectados en el pasado (53), no es de descartar que ello explicaría que también compartan entre sí algunos endemismos neotropicales, como *Brachionus dolabratus*, *B. mirus* y *Daphnia gessneri* (Brugnoli com. Pers.).

Por lo tanto los registros de estos endemismos en el Paraná y Uruguay representan los más australes de la subregión Guayano-brasileña. Los ríos constituyen un importante corredor biogeográfico o vía de dispersión de las especies, en tal sentido el Paraná constituye una vía real y actual de poblamiento hacia el sur de fauna acuática de tipo tropical o subtropical (54).

Figura 3. Especies endémicas neotropicales (figs a–d y g–k) e invasoras (figs e–f) de las grandes cuencas hidrográficas de América del Sur. **a:** *Brachionus adisi* Koste y Rodrigues Hardy, **b:** *B. mirus* Daday, **c:** *B. dolabratus* Harring, **d:** *Keratella nahmundaensis* Koste, **e:** *Kellicotia bostoniensis* (Rousselet), **f:** *Daphnia lumholtzi*, G.O. Sars, **g:** *D. gessneri* Herbst, **h:** *Bosminopsis negrensis* Brandorff, **i:** *B. brandorffi* Rey y Vásquez, **j:** *Rhacodiaptomus besti* Santos Silva y Robertson, **k:** *Argyrodiaptomus falcifer* (Daday). Escala de referencia: a–e = 100 μ m, h–i = 150 μ m, f = 450 μ m, j, 10–11 = 600 μ m. Figuras originales y redibujadas a partir de distintos autores (103, 120–125).



6. La dimensión lateral: integrando llanura de inundación y canal principal

Los sistemas fluviales interactúan en tres dimensiones espaciales: longitudinal, lateral y vertical y en una dimensión temporal (55). La dimensión longitudinal articula los procesos que ocurren aguas abajo con los de aguas arriba, la lateral se refiere a los desplazamientos, activos y pasivos, de organismos, nutrientes y agua entre canal y planicie, aludiendo la vertical a las interacciones entre el curso de agua y los acuíferos. De este modo, funcionalmente, los ríos y su llanura constituyen elementos de un único sistema, no son compartimentos separados. La conectividad hidrológica (56) que se establece mediante el pulso de inundación

“conecta” los ambientes entre sí. La dinámica fluvial de las planicies, en consecuencia, juega un rol importante en el mantenimiento de la diversidad de hábitats, lóticos, lénticos y semiacuáticos, cada uno a su vez representado por una diversidad de estados sucesionales. Los ecotonos, esas zonas de transición entre los parches del paisaje, y la conectividad como fuerza de interacción a lo largo de los mismos, son elementos que funcional y estructuralmente contribuyen a la dinámica espacio-temporal de los ríos. A una escala de baja resolución, las planicies o llanuras laterales son ecotonos complejos entre el canal principal y los límites

de la planicie (57). En ríos con llanura de inundación esta dimensión lateral sería más importante que la longitudinal; en el marco de la teoría del pulso de inundación Junk *et al.* (7) proponen que la biomasa animal de los ríos proviene directa o indirectamente de la llanura. En este contexto, podemos considerar que los ensambles de zooplancton que ocurren en el canal principal son una expresión dinámica de la interacción entre la diversidad biológica y de los procesos ecológicos que acontecen en la llanura y en el propio canal. Para ser más precisos, debemos hablar entonces que el zooplancton de aguas corrientes es “metazooplancton” (23), ya que es el resultado de la conjunción de metapoblaciones sustentadas por procesos de emigración e inmigración.

Las lagunas de los sistemas de Amazonas, Orinoco, Magdalena y del Plata detentan altas riquezas, muchas veces próximas a las 200 especies o más (58–62). Esta alta diversidad biológica de las lagunas de las planicies está conectada a una compleja trama de relaciones entre la ubicación biogeográfica de la misma planicie, las características de los ambientes acuáticos, la disponibilidad de recursos, las interacciones entre organismos y particularmente las condiciones hidrológicas con sus ciclos de inundación–sequía, conexión y desconexión al río (61, 63–64).

Aunque en baja densidad, es frecuente en los ríos el registro de numerosas especies de hábitat litoral–bentónicos (26, 28, 32, 38), que, dada la simplificación de hábitat de los canales fluviales, serían consecuencia de procesos de expoliación y arrastre desde los diversos hábitats de la planicie. Puede inferirse también que ese reclutamiento estará también en función de la extensión de la planicie inundada.

Vásquez y Rey (65) encuentran un número mayor de especies (148 spp) en el canal principal del Orinoco que en un grupo de cinco lagos permanentes de la planicie (68 spp). Frutos *et al.* (17) también observan lo mismo en el canal principal del río Paraguay, aunque en este caso los autores infieren que el número de localidades de muestreo puede limitar estas observaciones.

Si bien las llanuras son muy productivas, hay indicios que el aporte al canal en términos de abundancia o biomasa no es el esperado. Saunders y Lewis (22) indican que, en el caso del Orinoco, una parte sustancial de la biomasa se originaría en los tramos superiores de la cuenca y otra derivaría de hábitats del propio canal más bien que de la planicie. Por otra parte, Vásquez y Rey (65) concluyen que la contribución de la planicie sería inesperadamente pequeña, ya que comparando la densidad media del Orinoco y la densidad media de los lagos, esta última fue 100 veces mayor. En el caso del río Paraná ocurre lo propio (61).

Podemos inferir que no todo el zooplancton proveniente de la llanura aluvial llega al canal principal de los ríos, o canal activo, y/o que no todo este zooplancton es capaz de sobrevivir o prosperar en las condiciones ambientales del canal. Es evidente que el zooplancton de emigración transversal pasiva debe pasar por una serie de “filtros ambientales” (Fig. 4) tales como localización de los ambientes de origen en la planicie, su heterogeneidad espacial y complejidad estructural (66), tipo de conexión de los ambientes (61, 67) topografía y la rugosidad biológica dada por la vegetación semiterrestre, macrófitas flotantes (68).

Los ambientes acuáticos más cercanos al canal pueden hacer sentir su influencia más rápidamente con el escurrimiento

de las aguas de inundación que aquellos que se ubican en los límites de la llanura. El grado y forma de conexión es también importante, en el Paraná Medio el zooplancton de las lagunas de conexión directa es el que acusa más directamente los cambios de esta misma comunidad de los ríos y viceversa (61).

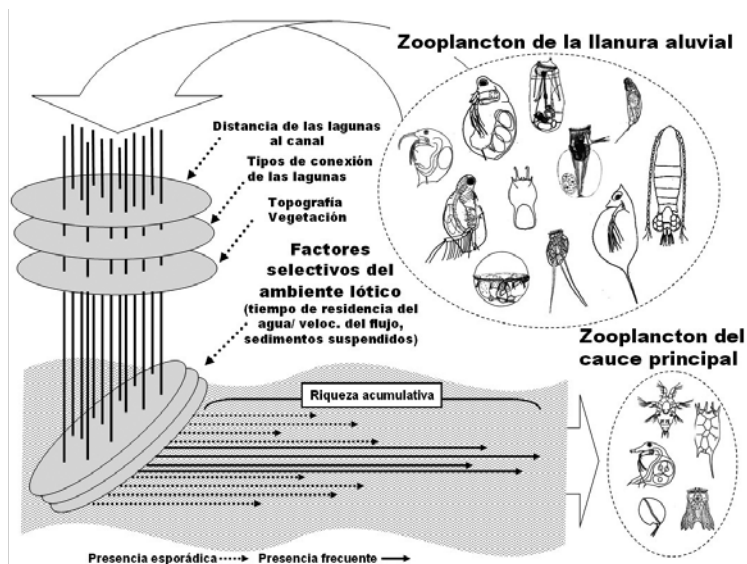
En cuanto al efecto de la vegetación, Hamilton *et al.* (68) han mostrado que las carpetas de macrófitas flotantes que se encuentran en la planicie pueden disminuir la abundancia del zooplancton en tránsito por retención, reduciendo de esta manera la exportación de organismos de la llanura al canal principal.

Finalmente los organismos que llegan al canal deberán pasar por el “filtro” que constituyen las duras condiciones del ambiente lótico persistiendo aquellos organismos más resistentes al disturbio que implica el

río, es decir con capacidades específicas para vivir en un tipo de ambiente mucho más riguroso físicamente que en los lagos o lagunas de las que provienen.

Además de estas consideraciones sobre la importancia de la llanura de inundación en el metazooplancton de los ríos, debe señalarse que éstas no solo constituye una fuente de reclutamiento de organismos sino también una fuente de recursos alimentarios. Las cadenas tróficas clásicas en ríos y lagunas muestran la sustentación del zooplancton en algas, bacterias y detritus del mismo cuerpo de agua. Sin embargo, Cole *et al.* (69) utilizando isótopos de carbono, nitrógeno e hidrogeno demostraron que los ecosistemas terrestres subsidian a los acuáticos ya que demostraron que la alimentación de los microcrustáceos zooplanctónicos estuvo compuesta por 20–40 % de materia orgánica de origen terrestre.

Figura 4. Esquema conceptual de los filtros de “grano grueso” en la determinación de los ensambles de zooplancton lótico.



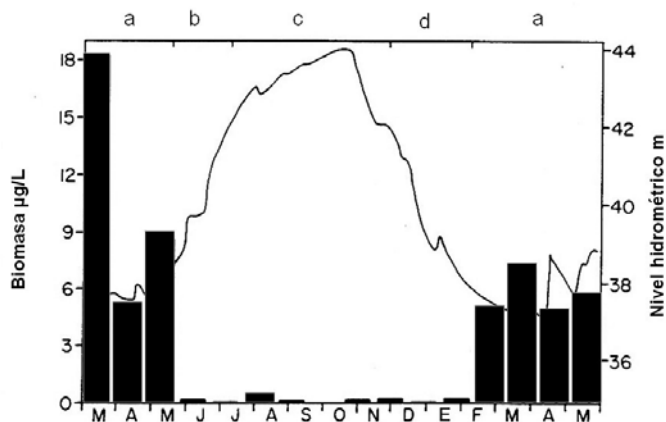
7. Variaciones temporales del zoo-plancton: fases de inundación–sequía

En los ríos las variaciones temporales de riqueza y abundancia se dan en relación a las variaciones hidrométricas. Sin embargo, no hay un patrón claro de fenología en cuanto a la riqueza. En el Caura hay mayor diversidad de especies en aguas bajas conectado esto a una mayor presencia de zonas muertas que favorecen el desarrollo de distintos taxones (32) y posiblemente eclosión de huevos de resistencia. También en el río Paraguay y en cauces secundarios del Paraná Medio (17,70) la mayor riqueza se encontró en aguas bajas. Sin embargo en el Paraná Superior, la mayor riqueza de especies se ha encontrado en la fase de inundación (36). También en ese momento en el canal principal del Paraná Medio hay mayor diversidad de géneros litorales–bentónicos como *Lecane*, *Chydorus* y *Alona* que se ven favorecidos por la conectividad hidrológica en esa fase (42, 67). Estas variaciones en la riqueza inter–potamofases de

los ríos, dependerán del nivel de conectividad hidrológica que puede ser variable por la duración e intensidad del pulso de inundación y aún por atributos geomorfológicos de la sección del río (71). Según Ward y Tockner (6), la diversidad es máxima a un nivel intermedio de conectividad hidrológica.

La abundancia y biomasa tienen una relación inversa con el nivel hidrométrico (Fig. 5), las mayores concentraciones de organismos se registran en los períodos de aguas bajas con un mayor tiempo de residencia del agua y generalmente condiciones físicas menos rigurosas, acorde Tockner *et al.* (72) “a window of opportunities” para las comunidades, lo que también contribuye a que el transporte del zooplancton de los ríos sea más importante en aguas bajas (22). En el Bajo Orinoco, Vásquez y Rey (27) encontraron que la densidad promedio de varias estaciones en esa fase hidrológica fue ocho veces mayor que en aguas altas.

Figura 5. Variaciones temporales de la biomasa y el nivel hidrométrico en el río Apure (Orinoco) modificado de Saunders y Lewis (33), **a:** aguas bajas; **b:** aguas en ascenso; **c:** inundación; **d:** aguas en descenso.



En la mayoría de los ríos la mayor abundancia en aguas bajas la detentan los rotíferos (17, 28, 36) y los valores de abundancia de cladóceros no incrementan demasiado, y sin embargo Saunder y Lewis (22) encontraron que en el Orinoco inferior la abundancia promedio de cladóceros y copépodos también se incrementan 10 veces en aguas bajas respecto de la fase de aguas altas.

Las condiciones ambientales de esta fase permiten a las especies permanecer y reproducirse en el canal, la reproducción "in situ" de los organismos, es sugerida por la presencia de hembras ovígeras de rotíferos y cladóceros (27, 33, 34). La reproducción en las aguas corrientes ocurriría solo en esas condiciones de aguas bajas (33). Pero no debemos dejar de considerar el aporte por la potencial eclosión de huevos de resistencia, ya que generalmente hay un acople de aguas bajas–mayor temperatura, principalmente en los ríos ubicados por debajo del trópico.

En aguas altas la densidad es muy baja, lo que se ha observado reiteradamente en los estudios del Orinoco, Paraná, Paraguay (15, 27, 28, 67, 73, 17), incluidos los cauces secundarios y tributarios (70, 33, 22). Se han observado dos excepciones, en el río Caura, un río de aguas negras del sistema del Orinoco y en el Rio Negro, tributario del Paraná Medio (margen derecha). En el primero se advirtió un aumento de la abundancia en aguas altas y una declinación de la misma cuando desaparece la conexión entre río y llanura (32), en el segundo también la más alta abundancia de organismos fue encontrada en aguas altas. En el río Caura, dado que los muestreos fueron cada quince días, el aumento se detectó inmediatamente después del pico de inundación indicando un fuerte aporte de la llanura

que estaría sustentando este pico anual de abundancia. Frutos (74) destaca que en caso del Paraguay se debería al arrastre de zooplanctones desde las nacientes y zonas aledañas por las aguas de inundación.

Los valores mínimos y máximos son muy variables acorde los ríos y las características de los períodos hidrológicos, en el Orinoco, Vasquez y Sánchez (75) muestran un máxima de 400 ip.L⁻¹, en el canal principal (ciudad Guyana). En el Alto Paraná, Corrales (76) encuentra un valor 61 ip.L⁻¹ mientras que en el Paraná Medio, zona de la confluencia con el río Paraguay se han señalado máximos de 180 ip.L⁻¹ en la margen derecha influenciada por dicho río (44). También el tramo medio, pero aguas abajo (km 603), los estudios de varios años del período 1971–2008 señalan una máxima de 148 ip.L⁻¹ (28). Los mínimos llegan a ser de <10 ip.L⁻¹ (17, 27, 28, 34, 44).

También se ha investigado si los atributos de las fases hidrológicas, amplitud o duración, frecuencia e intensidad (Neiff 1996) pueden tener efecto sobre el zooplancton. En el Paraná superior Lansac–Toha *et al.* (36) realizaron este análisis aunque considerando un *pool* de ambientes (lagos con distinto tipo de conexión, ríos y cauces secundarios) no restringiéndolo a los ejes fluviales, no obstante encontraron que la abundancia media de zooplancton en el total de estos ambientes fue mayor en la limnofase de mayor amplitud, observando una relación inversa entre número de individuos y número de días bajo condiciones de aguas altas (potamofase). Por otro lado, también encontraron que la mayor riqueza de especies se dio asociada a la mayor amplitud de la fase de inundación.

En el Paraná Medio la menor abundancia en aguas bajas en el canal principal

se observó con las limnophases de mayor intensidad, durante dos sequías extremas (42). Las inundaciones y sequías extremas (ENSO) parecen tener efectos negativos en la densidad y riqueza del zooplancton. En el primer caso por el efecto de intenso "lavado" de la cuenca generado por un caudal excepcional y en el segundo porque los periodos de sequía extensos pueden significar una condición de estrés para los organismos acuáticos (42, 77).

Las variaciones en las variables físicas particulares dentro del macrofactor que es el pulso de inundación, tales la velocidad de la corriente, la concentración de sólidos suspendidos, la temperatura, son también importantes por su efecto local sobre las poblaciones y merecen ser analizadas en particular.

Respecto de la velocidad de corriente, no hay muchos datos acompañando los muestreos de zooplancton, pero en el Paraná Superior, en un estudio comparativo de tres ríos la mayor densidad de los rotíferos se encontró en el río Baía, que tuvo la velocidad de corriente más baja ($0,11-0,50 \text{ m.s}^{-1}$, 73). En el Paraná medio se han encontrado correlaciones negativas estadísticamente significativas entre este parámetro y la densidad de organismos (42, 70). La acción negativa de la velocidad de la corriente dependería de los organismos involucrados, los rotíferos lorícados podrían ser menos afectados (23). En tanto, la velocidad de la corriente podría inhibir la reproducción *in situ*, además en organismos con reproducción anfígónica, como los copépodos, reduce notablemente la posibilidad de encuentro de machos y hembras (23, 78).

La velocidad de la corriente está íntimamente involucrada con el tiempo de residencia del agua en un tramo determinado, en cauces secundarios y tributarios con

menor caudal, velocidad de corriente comparativamente más baja, y mayor tiempo de residencia del agua, la abundancia del zooplancton es mayor (Fig. 6), incluso los microcrustáceos, particularmente cladóceros pueden tener una mayor representatividad (70, 79). En ríos de esta jerarquía, si a la menor velocidad de flujo se suman enriquecimiento de nutrientes y/o vegetación, la abundancia puede ser más alta (26, 80, 81).

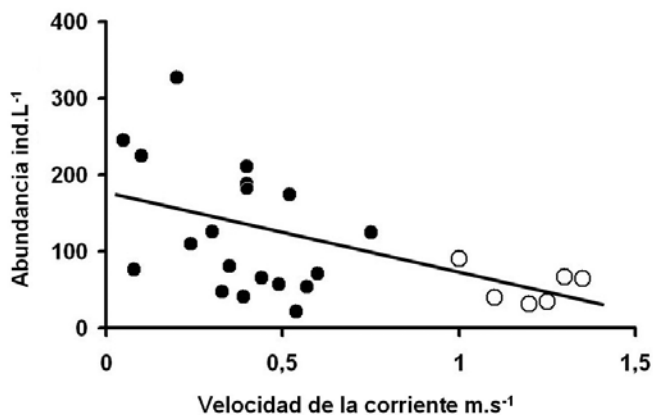
Los sedimentos suspendidos que determinan la turbiedad del medio, afectan al zooplancton en forma directa e indirecta ya que inhiben la producción del fitoplancton, reducen la densidad de las formas más frágiles, interfieren en los mecanismos de alimentación y modifican los patrones de competencia interespecífica entre otras cosas (82). Por otro lado, en las especies en que la adquisición del alimento por filtrado es controlado solo por el rango de tamaño, el sedimento inorgánico es incorporado indiscriminadamente a la alimentación con las consiguientes desventajas. En el río Paraná, por ejemplo, la mayor parte del sedimento transportado está compuesto por partículas menores de $16 \mu\text{m}$ (16), o sea que caen dentro del rango de tamaños que habitualmente es filtrado por los planctontes. Esta sería una de las causas que también favorece la dominancia de rotíferos en los ríos, ya que estos organismos pueden hacer una selección muy efectiva del alimento evitando las partículas inorgánicas (83). Generalmente hay una relación positiva entre la densidad total del zooplancton y la mayor transparencia debida fundamentalmente a la menor concentración de sólidos suspendidos (28, 46).

En cuanto a la temperatura los ríos tropicales no presentan diferencias anuales importantes que puedan incidir significativamente sobre la dinámica del zooplanc-

ton fluvial. En el río Paraguay, por ejemplo, Frutos *et al.* (17) encuentran que en un análisis de regresión múltiple la fase hidrológica explica el 64 % de la variabilidad de los datos de abundancia, mientras que la temperatura explica menos del 4 %. En los ríos de ubicación geográfica más austral, en áreas con estacionalidad térmica más definida puede ser diferente. En el río Uruguay Brugnoli *et al.* (84) encuentran una correlación positiva entre abundancia del zooplancton y temperatura. Lo mismo se observó en el Paraná Medio (28) generalmente las fases de aguas bajas tienen lugar

en primavera–comienzos del verano, lo cual contribuye favorablemente a mejores condiciones. Con los cambios o “corrimientos” en la estacionalidad de las fases registrados en los últimos años en el Paraná, las fases de aguas bajas en invierno no mostraron un zooplancton más abundante (42). En estos ríos posiblemente el acople entre ciclo hidrológico y temperatura podría tener una importancia mayor. En el río Salado del Sur, tributario de la Cuenca del Plata, la temperatura es un factor importante en los cambios del zooplancton durante la fase de aguas bajas (26).

Figura 6. Relación entre velocidad de corriente y densidad de zooplancton. Datos de varias estaciones de muestreo en el canal principal (círculos vacíos) cauces tributarios y secundarios del Paraná Medio, tramo Goya–Diamante (79) $r=0,55$ $p=0,004$



8. Distribución espacial del zooplancton

A diferencia de los ambientes leníticos, los ríos muestran espacialmente un continuo estado de cambio que puede ser simultáneamente apreciado a lo largo de su eje longitudinal (85). En el canal principal del Orinoco, lo largo de 900 km Vásquez y Rey (27) encontraron en aguas bajas un incremento del zooplancton en sentido longi-

tudinal, debido principalmente al aumento de rotíferos. También Saunders y Lewis (22) analizaron la distribución longitudinal en el bajo Orinoco, en este caso encontraron fluctuaciones a lo largo del tramo estudiado por el aporte diferencial de los tributarios ya que los ríos de aguas blancas como el Apure presentan mayor concen-

tración de zooplancton que los de aguas negras Caura y Caroní. Posteriormente Astiz y Álvarez (34) también en el canal principal del Orinoco, en este caso los tramos alto y medio, observaron un incremento progresivo de la densidad aguas abajo. En otros ríos de este sistema, como el Apure, también se registraron incrementos en la densidad y riqueza a lo largo de 600 km (33).

El río Paraná medio (47) mostró un incremento en la riqueza de especies a lo largo de 700 km, tramos medio e inferior, e incremento en la biomasa. Un caso contrastante se encontró en el río Paraguay, Frutos *et al.* (17) no observaron incrementos en la densidad y el número de especies fue mayor en el tramo superior, probablemente esto se relacione a la influencia del gran Pantanal ubicado aguas arriba, que sustenta una alta riqueza de zooplanctones (86).

En general, se ha observado que en los ríos hay un incremento de organismos en sentido longitudinal atribuible a su reproducción aguas abajo (87) que sería consecuencia del aumento de la "edad del agua". Este fenómeno involucraría no sólo el tiempo transcurrido entre la naciente y un sector determinado del río, sino también la influencia de los sectores que atraviesa, tributarios que recibe y las condiciones de velocidad y turbulencia (25). Sin embargo cabe tener en cuenta el hecho de que en los ríos Orinoco y Paraná se ha observado que solo un porcentaje muy bajo de especies (menos de 10% en rotíferos) esta presente a lo largo de todo el tramo estudiado (27, 47). ¿Es este pequeño grupo el de las especies que se reproducen? ¿O se trata de un *input* permanente de esas mismas especies a lo largo de todo el eje? El mantenimiento de un número mas alto de especies, e incluso el enriquecimiento del mismo

aguas abajo por especies que tienen solo presencia esporádica (47, 67), hace pensar en un ingreso lateral permanente de especies, ya sea de cauces secundarios, tributarios o zonas laterales "muertas" dentro del mismo canal. La influencia de los tributarios puede ejemplificarse con un estudio del Alto Paraná, Bonetto y Corrales (44) encontraron una secuencia de abundancia media de 18–41 ind.l⁻¹ en estaciones del Alto Paraná (Itá Ibaté) – Paraná Medio (Resistencia) respectivamente. Las llamadas "zonas muertas" han sido menos investigadas en los ríos sudamericanos, se trata de áreas que por su menor velocidad de flujo actuarían como zonas de retención hidráulica o almacenamiento donde los organismos pueden reproducirse, y luego son incorporados al canal. Zimmerman *et al.* (87), Recendorfer (88), en sus trabajos de los ríos Elba y Danubio, respectivamente, destacan la importancia para el desarrollo del zooplancton de estas zonas en el canal, con menor movimiento de agua y mayor sedimentación, delimitadas muchas veces por espigones y rocas. El zooplancton alcanza allí densidades muy superiores, lo cual adquiere mayor importancia aun en los ríos con alta velocidad de corriente que limita el desarrollo del plancton.

Cuando el eje longitudinal de los ríos atraviesa regiones con distintos impactos ambientales, el zooplancton varía en la composición de sus ensambles de especies y en abundancia, pudiéndose delimitar sectores definidos no solo por los factores hidrológicos sino por la temperatura, salinidad y concentración de nutrientes, como lo observaron Claps *et al.* (89) en el río Salado del Sur.

En la mayoría de estos estudios de distribución longitudinal se investigó también la distribución en transectas horizontales.

En general en la abundancia no se registran diferencias entre riberas y centro, aunque la similitud faunística a nivel de presencia–ausencia de especies puede ser baja, tanto en el río Paraná como en el Orinoco (47, 27). En un estudio con muestreos mensuales durante cuatro años en el Paraná Medio (km 603), no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la densidad de organismos de ribera a ribera (28). Cuando hay aportes de tributarios importantes la distribución horizontal puede, sin embargo, ser diferenciada a lo largo de un tramo más o menos corto debido a la influencia de éstos en la ribera correspondiente (44).

La distribución vertical del zooplancton lotico, como también las migraciones horarias han sido poco investigadas en los ríos sudamericanos y aún a nivel mundial, considerando *a priori* de que la turbulencia de los ríos impediría que ocurran. De todos modos, en el Orinoco se analizó el zooplancton en tres profundidades de 0 a 6 metros y no se encontraron variaciones importantes en su abundancia (75). En el Paraná medio se analizó la distribución vertical en dos costas y en el centro del cauce (profundidad máxima de 20 metros) a lo largo de un año y tampoco se observaron diferencias significativas en la densidad de organismos. Respecto de la composición de especies ésta tuvo una distribución más homogénea en la columna de agua en aguas bajas (90).

9. ¿Son importantes los factores bióticos en las variaciones del zooplancton fluvial?

En la mayoría de los casos, sobre todo en los grandes ríos, se ha observado que los mecanismos biológicos de control de las poblaciones tienen escasa injerencia

en los patrones anuales o temporales de la distribución de la abundancia. Los factores físicos serían más importantes que la disponibilidad del recurso alimentario y el control por depredación (23), lo que nos induce a inferir que la intensidad de estas interacciones tendría una relación inversa con el caudal o el tamaño del río (42). En cuanto a la disponibilidad del recurso alimentario, si bien el fitoplancton de los ríos sudamericanos como, en general, la de otros ríos del mundo es de baja abundancia (20) el detritus es una fuente alimentaria alternativa que favorece la dominancia de grupos que pueden utilizarlo juntamente con las bacterias asociadas, tal el caso de los rotíferos. Consecuentemente, esta particularidad de las tramas tróficas en el ambiente lótico llevaría a que el control del zooplancton sobre el fitoplancton también sea débil.

En el río Paraná Medio y en condiciones de aguas bajas, con escaso caudal, se observó que el zooplancton y el fitoplancton variaron en forma sincrónica, pero se registró una relación negativa entre algas menores a 20 μm y los Bosminidos, evidenciando un control por estos cladóceros sobre parte del fitoplancton (42). En el río Salado Gabellone et al (26) no encontraron tampoco un efecto de control *top-down* del zooplancton total sobre el fitoplancton total, aunque la biomasa del zooplancton, principalmente rotíferos, estuvo asociada a un decrecimiento de la biomasa de algas menores de 20 μm .

La depredación intrazooplancónica no tendría lugar en las aguas corrientes (23), de hecho en los ríos sudamericanos estudiados los depredadores más efectivos como *Asplanchna* y copépodos ciclópodos adultos no desarrollan poblaciones abundantes y en algunos casos no están presentes. Tampoco se espera que la exclusión por

competencia entre las especies sea importante en el zooplancton lótico, ya que la severidad del ambiente la restringe (6), en ambientes menos severos como pequeños cauces secundarios o tributarios la mayor proporción de cladóceros en los ensambles hace pensar de que allí sí puede ocurrir (70).

En cuanto a invertebrados que pueden consumir zooplancton, sólo en las recientes décadas y en el sistema del Plata puede mencionarse un molusco invasor, cuyo efecto será analizado más adelante.

El control por parte de la depredación de peces no ha sido suficientemente estudiado en los grandes ríos; sin embargo, es importante de tener en cuenta que los peces dominantes en los sistemas fluviales sudamericanos tienen una alimentación detritívoro-iliofaga. Por lo tanto, la presión predación íctica sobre el zooplancton estaría limitada a la que pueden ejercer las larvas de peces que consumen rotíferos y pequeños cladóceros (91) como se ha observado en los ríos del sistema del Paraná, en determinadas épocas del año, principalmente durante aguas altas, con la migración pasiva de larvas. El estado hidrológico estacional podría potenciar temporalmente el efecto negativo de los pequeños peces sobre las poblaciones de zooplanctontes.

10. Diversidad, productividad del zooplancton y amenazas en los ambientes fluviales

Como muchos autores lo han subrayado, las cuencas de los grandes ríos están íntimamente ligadas al origen mismo de la civilización. La importancia de los ríos para el hombre es enorme, a través de los muchos servicios que prestan, lo cual también las hace receptores de muchos impactos. Ríos y llanuras de inundación son altamente vul-

nerables; distintos autores coinciden en señalar que las amenazas más importantes para la salud de un río y su biota, provienen de las manipulaciones hidrológicas (represamientos), el uso de la tierra en la cuenca (actividades agrícola-ganaderas, urbanización, industrialización) introducción de especies exóticas y el rápido cambio climático (92–93, entre otros).

En el tramo Superior del río Paraná (ambientes lóticos y leníticos asociados) se ha identificado, a lo largo de 10 años (2000–2009), una tendencia a la declinación en la riqueza de rotíferos y al incremento en la riqueza de las tecamebas que se consideran como respuestas a los cambios en la presión antrópica (37). Bonecker *et al.* (30) encontraron que los rotíferos del río Baía (tributario del Paraná Superior) decrecieron en su abundancia y riqueza con la reducción en frecuencia, intensidad y amplitud de la potamofase, atributos del pulso que se vieron afectados por un represamiento aguas arriba. En el canal principal del tramo medio del río Paraná, a lo largo de varios años entre 1976 y 2008, considerando los períodos de aguas bajas (o períodos productivos) se observó una tendencia a la disminución en la abundancia del zooplancton total, particularmente rotíferos; el género *Keratella* fue el que mostró más claramente esta tendencia (42). Ello se dio en un complejo escenario de cambios que incluyen la construcción de numerosas represas en el Paraná Superior (94–95), las fluctuaciones climáticas de las últimas décadas y por último la invasión del molusco *Limnoperna fortunei* (96). Dada la complejidad de los cambios en este escenario ambiental, los ocurridos en el zooplancton difícilmente pueden atribuirse al efecto de un solo estresor, más aún, es difícil dilucidar la importancia relativa de cada

uno de ellos sobre las poblaciones. Probablemente estas respondan a la acción combinada de los distintos factores, al orden en que han aparecido y como han influenciado en otros niveles tróficos que afectan directa e indirectamente las poblaciones zooplantónicas (42). Sin duda es un tema que merece ser investigado en profundidad durante los próximos años, no solo a nivel de campo sino también a nivel experimental.

Las represas reducen el flujo de escurrimiento de los ríos y la conectividad dentro y con la llanura aluvial (13), creando condiciones ambientalmente anómalas que inciden en el ensamble de especies y en la abundancia total. El cambio climático no es un componente menor, no solo por su impacto en la hidrología (estacionalidad y duración de las fases) sino también a nivel mismo de la biología de los organismos, Vadadi-Fülöp y Hufnagel (98) señalan que hay abrumadoras evidencias de que el cambio climático impacta en las variaciones sucesionales del plancton en los lagos, pero sin embargo los efectos sobre la fenología (temporal y longitudinal) del plancton de los ríos han sido generalmente ignorados.

Los ríos constituyen permanentes escenarios de cambios, predecibles e impredecibles, por lo tanto son necesarios estudios que abarquen largos periodos de tiempo a escalas suficientes como para identificar tendencias. Solamente los estudios a largo plazo permiten ver mejor el impacto de los distintos factores sobre la comunidad del potamo zooplancton y sus atributos a la vez que identificar posibles respuestas a cambios (23, 37, 42, 99), sobre todo en un contexto ambiental muy dinámico como el de las últimas décadas y considerando que todos los ríos del mundo han sufrido o sufren procesos de degradación (92).

La abundancia del zooplancton, en particular de los rotíferos, es un atributo sensible a los impactos ambientales (100), por lo que el monitoreo del mismo puede ser útil para apreciar cambios y como indicador de estado de salud de un río.

11. Una amenaza particular: zooplancton y especies invasoras

Las invasiones biológicas intercontinentales constituyen verdaderas amenazas en los ecosistemas nativos; la dispersión de las especies exóticas en las cuencas de los ríos, es muy activa a lo largo de las redes fluviales entre sí y hacia la llanura, particularmente a nivel de huevos. Los ambientes leníticos de la planicie son considerados particularmente sensibles a las invasiones biológicas y sus efectos son muchas veces impredecibles (92, entre otros). En los ríos sudamericanos, las invasiones de zooplanctones son reducidas hasta el momento, pero su velocidad de su propagación ha sido muy alta. *Kellicottia bostoniensis* Rousselet es una especie de rotífero que fue introducida en Europa desde América del Norte y a fines de los años 90 fue encontrada por primera vez en Sudamérica, en represas del centro de Brasil y en el río Iguazú (101–102,) y en 2001 ya se la encontró en el río Uruguay, territorio argentino (103). Entre los cladóceros, *Daphnia lumholzi* Sars nativa del viejo mundo, fue registrada por primera vez en Sudamérica en la década del 2000, en ambientes fluviales (y lénticos) del Paraná Superior, estado de Paraná (104) y al poco tiempo reportada en el canal principal del río, varios kilómetros aguas abajo, a la altura de Misiones (105). Recientemente, 2006, fue encontrada en una laguna del Paraná Medio, próxima a Santa Fe (106), por lo cual es de suponer

que la invasión continúe aguas abajo del eje principal del río.

Por otro lado en la cuenca del Plata se registró la invasión de un molusco bivalvo filtrador de origen asiático, *Limnoperna fortunei* Dunker el cual fue introducido accidentalmente en la década de los '90, probablemente con el agua de lastre de los barcos (96). Rápidamente colonizó la cuenca del Plata, eje Paraná-Paraguay y río Uruguay; por las características bioecológicas del molusco y formas de dispersión otras cuencas de Sudamérica, como Amazonas, Orinoco y Magdalena, serían susceptibles de ser invadidas en un futuro cercano (40). Este molusco mytilídeo presenta larvas veliger planctónicas en su ontogenia, su abundancia en el canal principal del río Paraná llega a ser muy alta en los meses cálidos durante los cuales el molusco se reproduce, pudiendo representar hasta el 90% del zooplancton total (107). Los estudios han mostrado que los adultos se alimentan no solo de algas del fitoplancton sino también de organismos integrantes del zooplancton, tanto rotíferos como microcrustáceos (108). En dos ríos secundarios del Paraná Medio, se detectaron diferencias negativas en la abundancia de rotíferos, particularmente *Keratella* spp, después de la invasión (41). Los moluscos invasores han sido considerados como factores de disturbio de las comunidades (109). *L. fortunei* impacta sobre el zooplancton por consumo directo y por consumo de su recurso alimentario, el fitoplancton. No conocemos el efecto de las larvas veliger como competidoras del zooplancton, pero los estudios realizados con las larvas de otro molusco, *Dreissena polymorpha*, considerado su equivalente ecológico distribuido en el hemisferio norte consumen algas verdes

y detritus de un rango de tamaño similar al que consumen también los rotíferos (110), por lo que evidentemente podría competir con ellos, particularmente teniendo en cuenta las altas densidades que alcanzan las larvas.

En ríos del hemisferio norte se ha observado que la persistencia del zooplancton puede estar limitada fuertemente por la depredación de moluscos bivalvos filtradores (111), Basu y Pick (112), en un estudio de distribución longitudinal del zooplancton, encontraron un marcado descenso en los tramos inferiores del río juntamente con una mayor abundancia de *D. polymorpha*.

12. Reflexiones finales

El estudio de las comunidades acuáticas de los ríos como el zooplancton es sumamente útil e imprescindible al momento de evaluar el estado de salud del cuerpo de agua y su integridad ecológica. Una evaluación bien sustentada requiere del análisis conjunto de las comunidades en sí mismas y sus relaciones con los factores ambientales de mayor peso tales como el régimen de flujo, hábitat, calidad del agua e interacciones entre las mismas comunidades (113); es decir que trasciende ampliamente el análisis de características físicas y químicas del agua. Por otro lado el estudio de los ríos, no solo a nivel de esta comunidad zooplanctónica sino de otras, es importante por cuanto a escala espacial, por el carácter de linealidad de los mismos, cada impacto humano se trasmite aguas abajo desde su punto de origen y puede producir efectos por períodos más o menos prolongados (114). La protección exitosa de los ríos y su restauración dependen de la comprensión cabal de las interrelaciones entre esos patrones hidrológicos, disturbios fluviales y

respuestas ecológicas entre los ejes fluviales y su llanura (93). Las estrategias de protección de los que son los más importantes recursos mundiales de agua dulce, requieren del diagnóstico de las posibles amenazas dentro de un amplio rango de escalas, que van desde el nivel local al global (115). Una parte importante del caudal continental a nivel global (65 %) ha sido calificado como de moderada a altamente amenazada, poniendo en riesgo la seguridad mundial del agua necesaria para el sustento de los seres humanos y de la biodiversidad de los mismos, como subrayan Vorosmarty *et al.* (115). Estos autores también destacan que los países ricos compensan los niveles de estrés al medio mediante inversiones masivas en tecnología sin remediar sus causas subyacentes, y los de menos recursos siguen siendo muy vulnerables.

Por todo esto, la detección temprana de indicadores de amenazas, que es posible de observar en los cambios de los atributos de las comunidades como el zooplancton, puede contribuir enormemente, pero siempre y cuando se realicen estudios durante largos períodos de tiempo.

Dada la enorme magnitud de las cuencas sudamericanas, la alta diversidad tanto hidromorfológica de los cauces, como las químicas y biológicas de sus aguas, es evidente que hay aún enormes áreas de vacancia en el conocimiento del zooplancton de los ríos, fundamentalmente a nivel de campo y experimental.

Sin duda el estudio de los ríos sudamericanos con planicie de inundación representa todo un desafío a nivel de equipos de investigación, infraestructura y recursos económicos, por el tamaño de las cuencas de drenaje, la longitud de los cursos principales, ello hacen necesarias también políticas inte-

gradoras que incluyan el estudio de los sectores que se ubican en distintos países.

La enorme cuenca del río Amazonas, que se extiende en Brasil, Bolivia y Colombia, permanece aún poco explorada a nivel del zooplancton del curso principal, distintos tributarios y cauces secundarios. La mayor parte de la información disponible se refiere los cuerpos de agua leníticos, la que, a su vez, resulta escasa, si se tiene en cuenta la gran cantidad y diversidad de los mismos.

En los distintos países sudamericanos hay numerosos grupos de trabajo en universidades y centros de investigación, pero gran parte de la información producida ha quedado en el nivel de "información gris" (informes regionales o en tesis y tesinas) resultando necesaria su publicación en revistas de difusión.

Existen muchísimos ríos involucrados en las grandes cuencas señaladas, afluentes, tributarios, que no han sido considerados en esta revisión simplemente por que desconocemos la existencia de datos sobre su zooplancton, quedando dudas si esta información realmente no existe o si existe a nivel "información gris", como antes se mencionara, a la que no hemos podido acceder.

Dedicatoria

A la memoria del Dr. Ramón Margalef en el año del décimo aniversario de su desaparición física, en reconocimiento de sus ideas seminales sobre el plancton de los ríos e ideas que apuntalaron el entendimiento de muchos procesos ecológicos. El entusiasmo que le despertó el conocer los ríos sudamericanos fue también para nosotros un estímulo invaluable.

Agradecimientos

A los investigadores G. Lacerot, E. Brugnolli-Olivera, G. Chalar, C. Carballo, (Uruguay), J. P.

Álvarez Silva, C. L. C. Gutiérrez Moreno (Colombia), M. C. Marinone (Argentina), por su buena disposición ante las consultas efectuadas. A los que nos facilitaron la búsqueda de publicaciones de más difícil acceso, como la bibliotecaria del INALI, Sra. Elena Córdoba, y el Dr. Federico Giri.

Referencias bibliográficas

1. Hutchinson, G.E., 1967. "A Treatise on Limnology. Introduction to lake biology and the limnoplankton". John Wiley & Sons (Estados Unidos). II 1–115.
2. Margalef, R., 1983. "Limnología". Omega (España), 1–1010.
3. Sommer, U., 1989. "Plankton Ecology, succession in plankton communities". Springer (Alemania), 1–369.
4. Neiff, J. J., 1996. Large rivers of South America: toward the new approach. *Proc. Int. Assoc. Theor. Appl. Limnol.*, **26**:167–180).
5. Shiel, R.J. Green J.D.; Nielsen, D.L., 1998. Floodplain biodiversity: why are there so many species. *Hydrobiologia*, **387/388**: 39–46.
6. Ward, J. V.; Tockner, K., 2001. Biodiversity: toward a unifying theme for river ecology. *Freshwater Biol.*, **46**:807–819.
7. Junk, W. J.; Bayley, P. B.; Sparks, R. E., 1989. The flood pulse concept in river–floodplain systems. *Can. Sp. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, **106**: 110–127.
8. Lewis, W. M.; Hamilton, S. K.; Lasi, M. A.; Rodríguez, M.; Saunders, J.F., 2000. Ecological determinism on the Orinoco floodplain. *BioScience*, **50**:681–692.
9. Lauterborn, R., 1893. Beiträge zur Rotatorienfauna des Rheins und seiner Altwasser. *Zool. Jahrb.*, **5**:254–273.
10. Kofoed, C. A., 1903. The plankton of the Illinois River, 1894–1899: with introductory notes upon the hydrography of the Illinois River and its basin. Part I., Quantitative investigations and general, results. *Bull. State Lab. Nat. Hist.*, **6**:95–629.
11. Behning, A., 1924. Der am Fließboden der Wolga lebenden Organismen. *Monographien der biologischen Wolga-Station. Nat. Ges. Saratow*, **1**:1–398.
12. Gessner, F., 1955. Die limnologischen Verhältnisse in den Seen und Flüssen von Venezuela. *Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh.*, **12**:284–295.
13. Ward, J. V.; Stanford, J. A., 1995. Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation. *Regul. Rivers Res. Manage.*, **11**:105–119.
14. Morello, J. 1984. Perfil ecológico de Sudamérica. Características estructurales de Sudamérica y su relación con espacios semejantes del planeta. Ediciones Cultura Hispana ICI (Argentina), 1–93.
15. Vásquez, E.; Wilbert, W., 1992. The Orinoco: Physical, Biological and Cultural diversity of the mayor tropical alluvial river. En: Calow, P.; Petts, G. E. (Ed.). "The rivers handbook". Blackwell Scientific Publications (Gran Bretaña), 448–469.
16. Amsler, M. L.; Drago, E. C.; Paira, A. R., 2007. Fluvial sediments: main channel and floodplain interrelationships. En: Iriondo M. H., Paggi, J. C.; Parma M. J. (Ed.). "The Middle Paraná River". Springer (Alemania), 123–142.
17. Frutos, S. M., Poi de Neiff, A. S. G.; Neiff, J. J., 2006. Zooplankton of the Paraguay River: a comparison between sections and hydrological phases. *Int. J. Lim.* **42**: 277–288.
18. Hamilton, S. K.; Lewis, W. M., 1990. Physical characteristics of the fringing floodplain of the Orinoco River, Venezuela. *Interciencia* **15**:491–500.
19. Marengo, J. A.; Jones, R.; Alves, L. M.; Valverde, M. C., 2009. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system. *Int. J. Climatol.*, **29**:2241–2255.
20. Devercelli, M.; Zalocar de Domitrovich, Y.; Forastier, M. E.; Meichtry de Zaburlin, N., 2013. Phytoplankton of the Paraná River Basin. En:

- Tell G.; Izaguirre I.; O'Farrell, I. (Ed.). "Freshwater Phytoplankton from Argentina: Phytoplankton Diversity and Ecology in Different Aquatic Systems". *Advanc.Limnol. Schweizerbart Science Publishers (Alemania)*. **LXV**, 39–65.
21. Quirós, R., 1988. Resultados del Simposio Internacional sobre Grandes Ríos y su aplicabilidad a los grandes ríos de América Latina. *COPESCAL Documento Ocasional (FAO)* **5**:1–70.
22. Saunders III, J. F.; Lewis Jr, W. M., 1989. Zooplankton abundance in the lower Orinoco River, Venezuela. *Limnol. Oceanogr.* **34**:397–409.
23. Lair, N., 2006. A review of regulation mechanisms of metazoan plankton in riverine ecosystems: aquatic habitat versus biota. *River Res. Applic.*, **22**:567– 593.
24. Havel, J. E.; Medley, K. A.; Dickerson, K. D.; Angradi, T. R.; Bolgrien, D. W.; Bukaveckas, P. A.; Jicha, T.M., 2009. Effect of main-stem dams on zooplankton communities of the Missouri River (USA). *Hydrobiologia*, **628**:121–135.
25. Margalef, R., 1960. Ideas for a synthetic approach to the ecology of running waters. *Internat. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* **45**:133–153.
26. Gabellone, N. A.; Claps, M. C.; Ardohain, D. M.; Dippolito, A.; Bazzuri, M. E.; Solari, L. C., 2014. Relationship between the zoo-and phytoplankton biomasses in a saline lowland river (Argentina): a short-time-scale analysis. *Fundam. App. Limnol.* **184**: 307–327.
27. Vásquez, E.; Rey, J., 1989. A longitudinal study of zooplankton along the lower Orinoco River and its Delta. *Ann. Limnol.* **25**:107–120.
28. José de Paggi, S. B., 1984. Estudios limnológicos en una sección transversal del tramo medio del río Paraná: distribución estacional del zooplancton. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral*, **15**:135–155.
29. Robertson, B. A.; Hardy, E. R., 1984. Zooplankton of Amazonian lakes and rivers. En: Sioli, H. (Ed.). *The Amazon. Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin*. Springer (Holanda), 337–352.
30. Bonecker, C. C.; Aoyagui, A. S. M.; Santos, R. M., 2009. The impact of impoundment on the rotifer communities in two tropical floodplain environments: interannual pulse variations. *Braz. J. Biol.* **69**:529–537.
31. Hynes, H. B. N., 1970. "The ecology of running waters". Liverpool University Press (Gran Bretaña), 1–555.
32. Saunders, J. F.; Lewis, W. M., 1988. Zooplankton abundance in the Caura River, Venezuela. *Biotropica*, **20**:206–214.
33. Saunders, J. F.; Lewis Jr, W. M., 1988. Zooplankton abundance and transport in a tropical white-water river. *Hydrobiologia*, **162**:147–155.
34. Astiz, S.; Álvarez, H., 1998. El zooplancton en el alto y medio río Orinoco, Venezuela. *Acta Cien. Venez.* **49**:5–18.
35. Velho, L. F. M.; Lansac-Tôha, F. A.; Bini, L. M., 1999. Spatial and temporal variation in densities of testate amoebae in the plankton of the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Hydrobiologia*, **411**:103–113.
36. Lansac-Tôha, F. A.; Bonecker, C. C.; Velho, L. F. M.; Simões, N. R.; Dias, J. D.; Alves, G. M.; Takahashi, E. M., 2009. Biodiversity of zooplankton communities in the Upper Paraná River floodplain: interannual variation from long-term studies. *Braz. J. Biol.* **69**: 539–549.
37. Bonecker, C. C.; Simões, N. R.; Minte-Vera, C. V.; Lansac-Tôha, F. A.; Velho, L. F. M.; Agostinho, A. A., 2013. Temporal changes in zooplankton species diversity in response to environmental changes in an alluvial valley. *Limnologica*, **43**: 114–121.
38. Lansac-Tôha, F. A.; Bonecker, C. C.; Velho, L. F. M.; Lima, A., 2004. Composition, species richness and abundance of the zooplankton community. En Thomaz, S. M., Agostinho, A. A., Hahn N. S. (Ed.). "The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation". Backhuys Publishers (Alemania), 145–190.

39. Modenutti, B. E., 1991. Zooplankton de ambientes lóticos de la Subcuenca Delta del río Paraná (Buenos Aires, Argentina). *Iheringia, Zool.*, 71:67–80.
40. Boltovskoy, D., Correa, N.; Cataldo, D.; Sylvestre, F.; 2006. Dispersion and ecological impact of the invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in the Río de la Plata watershed and beyond. *Biol. Invasions*, 8:947–963.
41. Rojas Molina, F.; José de Paggi, S. B., 2008. Zooplankton in the Paraná River Floodplain (South America) before and after the invasion of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia). *Wetlands*, 28:695–702.
42. José de Paggi, S. B. ; Devercelli, M. ; Molina, F. R., 2014. Zooplankton and their driving factors in a large subtropical river during low water periods. *Fund. App. Limnol.* 184:125–139.
43. Ryder, R. A.; Pesendorfer, J., 1989. Large rivers are more than flowing lakes: a comparative review. En: Doge, D. P. (Ed.) "Proceedings of the International Large River Symposium". Can. Spec. Publ. Fish Aquat. Sci. 106:65–85.
44. Bonetto, A. A.; Corrales de Jacobo, M., 1985. Zooplankton del río Paraná Medio. Variaciones temporales y distribucionales en el área de confluencia con el río Paraguay. *Ecosur*, 12:1–23.
45. Gutiérrez Moreno, C. L.; Garcés Cadavid, A. P.; Sarmiento Morales, M. L., 2009. Variación en la composición y abundancia de la comunidad de rotíferos y cladóceros que deriva por el río Magdalena a la altura del Puente Pumarejo (Dto. Atlántico) durante los eventos mayores (estiaje y llenado) del ciclo hidrológico. *Rev. Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas (Memorias del XLIV Congreso Nacional de Ciencias Biológicas)*, 21:118
46. Paggi, J. C.; José de Paggi, S., 1974. Primeros estudios sobre el zooplankton de las aguas lóticas del Paraná medio. *Physis*, 33:91–114.
47. José de Paggi, S.B., 1980. Campaña limnológica Keratella I en el río Paraná Medio: zooplankton de ambientes lóticos. *Ecología* 4: 69–75.
48. Dumont, H. J., 1983. Biogeography of rotifers. *Hydrobiologia*, 104:19–30.
49. Segers, H., 1996. The biogeography of littoral *Lecane* Rotifera. *Hydrobiologia*, 323:169–197.
50. Van Damme, K., Chiambeng, G., Maiphae, S. & Dumont, H. J., 2003 New species in the rheophilous genus *Nicsmirmovius* Chiambeng & Dumont, 1999 (Branchiopoda: Anomopoda: Chydoridae) and reassignment of *Alona eximia* Kiser, 1948 and *Alonella fitzpatricki* Chien, 1970. *Hydrobiologia*, 499:25–49.
51. Lansac-Tôha, F. A.; Bonecker, C. C.; Velho, L. F. M.; Takahashi, E. M.; Nagae, M. Y., 2004. "Zooplankton in the Upper Paraná River floodplain: composition, richness, abundance and relationships with the hydrological level and the connectivity. Structure and functioning of the Paraná river and its floodplain". *Eduem (Brasil)*, 75–84.
52. Willis, S. C.; Nunes, M.; Montana, C. G.; Farias, I. P.; Orti, G.; Lovejoy, N. R., 2010. The Casiquiare River acts as a corridor between the Amazonas and Orinoco river basins: biogeographic analysis of the genus *Cichla*. *Molecular Ecology*, 19:1014–1030.
53. Iriondo, M. H.; Kröhling, D., 2008. "Cambios ambientales en la cuenca del Uruguay (desde el Presente hasta dos millones de años atrás)". Colección Ciencia y Técnica, Ediciones UNL (Argentina), 1– 358.
54. Ringuelet, R. A., 1961. Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis*, 22:151–170.
55. Ward, J. V., 1989. The four dimensional nature of lotic systems. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 8:2–8.
56. Amorós; Roux, A. L., 1988. Interaction between water bodies within the floodplains of large rivers: function and development of connectivity. *Münster. Geogr. Arb.* 29:125–130.
57. Ward, J. V.; Tockner, K.; Schiemer, F., 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regul. Rivers Res. Manage.* 15:125–139.

58. Hardy, E. R.; Robertson, B.; Koste, W., 1984. About the relationship between the zooplankton and fluctuating water levels of Lago Camaleão, a Central Amazonian varzea lake. *Amazoniana*, **9**:43–52.
59. Neves, I. F.; Rocha, O.; Roche, K. F.; Pinto, A. A., 2003. Zooplankton community structure of two marginal lakes of the river Cuiabá (Mato Grosso, Brazil) with analysis of Rotifera and Cladocera diversity. *Braz. J. Biol.* **63**:329–343.
60. Bonecker, C. C.; Da Costa, C. L.; Velho, L. F. M.; Lansac-Tôha, F. A., 2005. Diversity and abundance of the planktonic rotifers in different environments of the Upper Paraná River floodplain (Paraná State–Mato Grosso do Sul State, Brazil). *Hydrobiologia*, **546**:405–414.
61. José de Paggi, S. B.; Paggi, J. C., 2008. Hydrological connectivity as a shaping force in the zooplankton community of two lakes in the Paraná River floodplain. *Int. Rev. Hydrobiol.* **93**:659–678.
62. Villabona-González, S. L.; Aguirre, N. J.; Estrada, A. L., 2011. Influencia de las macrófitas sobre la estructura poblacional de rotíferos y microscústáceos en un plano de inundación tropical. *Rev. Biol. Trop.* **59**:853–870.
63. Simões, N. R.; Lansac-Tôha, F. A.; Bonecker, C. C., 2013. Drought disturbances increase temporal variability of zooplankton community structure in floodplains. *Internat. Rev. Hydrobiol.* **98**:24–33.
64. Simões, N. R.; Lansac-Tôha, F. A.; Velho, L. F.; Bonecker, C. C., 2012. Intra and inter-annual structure of zooplankton communities in floodplain lakes: a long-term ecological research study. *Rev. Biol. Trop.* **60**:1819–1836.
65. Vásquez, E.; Rey, J., 1992. Composition, abundance and biomass of zooplankton in Orinoco floodplain lakes, Venezuela. *Ann. Limnol.* **28**:3–18.
66. Walks, D. J.; Cyr, H., 2004. Movement of plankton through lake–stream systems. *Freshwater Biol.* **49**:745–759.
67. José de Paggi, S. B.; Paggi, J. C., 2007. Zooplankton. En: Iriondo M. H.; Paggi, J. C.; Parma, M. J. (Ed.). “The Middle Paraná River”. Springer (Alemania), 229–249.
68. Hamilton, S. K.; Sippel, S. J.; Lewis, W. M.; Saunders, J. F., 1990. Zooplankton abundance and evidence for its reduction by macrophyte mats in two Orinoco floodplain lakes. *J. Plankton Res.* **12**:345–363.
69. Cole, J. J.; Carpenter, S. R.; Kitchell, J.; Pace, M. L.; Solomon, C. T.; Weidel, B., 2011. Strong evidence for terrestrial support of zooplankton in small lakes based on stable isotopes of carbon, nitrogen, and hydrogen. *Pro. Nat. Acad. Sci.* **108**:1975–1980.
70. José de Paggi, S. B., 1981. Variaciones temporales y distribución horizontal del zooplancton en algunos cauces secundarios del río Paraná Medio. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* **16**:185–199.
71. Bornette, G.; Amoros, C.; Lamouroux, N., 1998. Aquatic plant diversity in riverine wetlands: the role of connectivity. *Freshwater Biol.* **39**:267–283.
72. Tockner, K.; Pusch, M.; Borchardt, D.; Lorang, M.S., 2010. Multiple stressors in coupled river–floodplain ecosystems. *Freshwater Biol.* **55**:135–151.
73. Aoyagui, A. S.; Bonecker, C. C., 2004. Rotifers in different environments of the Upper Paraná River floodplain (Brazil): richness, abundance and the relationship with connectivity. *Hydrobiologia*, **522**:281–290.
74. Frutos, S. M., 1998. Zooplankton density and diversity from Salado and Negro rivers –Rio Paraná basin– Argentina. *Rev. Bras. Biol.* **58**:431–444.
75. Vásquez, E.; Sánchez, L., 1984. Variación estacional del plancton en dos sectores del río Orinoco y una laguna de inundación adyacente. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, **44**:11–31.
76. Corrales, M. A., 1979. Contribución al conocimiento del zooplancton del Alto Paraná. *Ecosur* **6**:185–205.
77. Lake, P. S., 2003. Ecological effects of pertur-

- bation by drought in flowing waters. *Freshwater Biol.* **48**: 1161–1172.
- 78.** Rzóska, J., 1974. The Upper Nile swamps, a tropical wetland study. *Freshwater Biol.* **4**:1–30.
- 79.** José de Paggi, S. B., 1988. Estudio sinóptico del zooplancton de los principales cauces y tributarios del valle aluvial del río Paraná: Tramo Goya–Diamante (II Parte). *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* **23**:149–163.
- 80.** Martínez, C. C.; Frutos, S. M. 1986. Fluctuación temporal del zooplancton en arroyos y esteros del Chaco Oriental, Argentina. *Ambiente Subtropical* **1**. 112:133.
- 81.** José de Paggi, S. B.; Devercelli, M., 2011. Land use and basin characteristics determine the composition and abundance of the microzooplankton. *Water Air Soil Pollut.* **218**:93–108.
- 82.** De Leo, G. A.; Ferrari, I., 1993. Disturbance and diversity in a river zooplankton community: a neutral model analysis. *Coenoses* **8**:121–121.
- 83.** Kirk, K. L., 1991. Inorganic particles alter competition in grazing plankton: the role of selective feeding. *Ecology*, **72**:915–923.
- 84.** Brugnoli, E.; Chalar, G.; Clemente, J.; De León, L.; Paradiso, M., 2004. Estudios preliminares sobre la dinámica de la comunidad zooplancónica en una estación aguas abajo del embalse de Salto Grande (Uruguay). *Simposio Ecología de Reservorios: Impactos Potenciais, Ações de Manejo e Sistemas em Cascada*. Avaré, São Paulo. Brasil 11–14 julio.
- 85.** Thienemann, A., 1953. Flüß und See, ein limnologischer Vergleich. *Gewäss. Abwäss.* **1**:13–30.
- 86.** Brandorff G.–O.; Pinto–Silva, V.; Morini, A. E. T., 2011. Zooplankton: species diversity, abundance and community development. En: Junk, W.; Da Silva, C. J.; Nunes da Cunha, C.; Wantzen, K. M. (Ed.) "The Pantanal: Ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland". Pensoft Publishers (Bulgaria), 355–391.
- 87.** Zimmermann–Timm, H.; Holst, H.; Kausch, H., 2007. Spatial dynamics of rotifers in a large lowland river, the Elbe, Germany: How important are retentive shoreline habitats for the plankton community? *Hydrobiologia*, **593**:49–58.
- 88.** Reckendorfer, W.; Keckeis, H.; Winkler, G.; Schiemer, F., 1999. Zooplankton abundance in the River Danube, Austria: the significance of inshore retention. *Freshwater Biol.* **41**:583–591.
- 89.** Claps, M. C.; Gabellone, N. A.; Neschuk, N. C., 2009. Influence of regional factors on zooplankton structure in a saline lowland river: the Salado River (Buenos Aires Province, Argentina). *River Res. Appl.* **25**:453–471.
- 90.** José de Paggi, S. B., 1985. Distribución vertical del zooplancton en el río Paraná medio (km 603). *Revue Hydrob. Trop.* **18**:13–21.
- 91.** Rossi, L. M., 2001. Ontogenetic diet shifts in a Neotropical catfish, *Sorubim lima* (Schneider) from the River Paraná system. *Fisheries Manag. Ecol.* **8**:141–152.
- 92.** Kattel, G.; Gell, P.; 2012. Management strategies for large river floodplain lakes undergoing rapid environmental changes. En: Youngs, S.; Silver, S. E. (Ed.) "International Perspectives on Global Environmental Change". InTech (Australia), 229–352.
- 93.** Arthington, Á. H.; Naiman, R. J.; McClain, M. E., Nilsson, C., 2010. Preserving the biodiversity and ecological services of rivers: new challenges and research opportunities. *Freshwater Biol.* **55**:1–16.
- 94.** Agostinho, A. A.; Thomaz, S. M.; Gomes, L. C., 2004. Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Int. J. Ecohydrol. Hydrobiol.* **4**:267–280.
- 95.** Souza Filho, E. E., 2009. Evaluation of the Upper Paraná River discharge controlled by reservoirs. *Braz. J. Biol.* **69**:707–716.
- 96.** Pastorino, G.; Darrigran, G.; Martin, S.; Lunaschi, L., 1993. *Limnoperla fortunei* (Dunker,

- 1857) (Mytilidae), nuevo bivalvo invasor en aguas del Río de la Plata. *Notropica*, **39**:34.
- 97.** Hart, R. C., 1986. Zooplankton abundance, community structure and dynamics in relation to inorganic turbidity, and their implications for a potential fishery in subtropical Lake le Roux, South Africa. *Freshwater Biol.* **16**:351–371.
- 98.** Vadadi-Fülöp, C.; Hufnagel, L., 2014. Climate change and plankton phenology in freshwater: current trends and future commitments. *J. Limnol.*, **73**(1). doi:<http://dx.doi.org/10.4081/jlimnol.2014.770>
- 99.** Friedrich, G.; Pohlmann, M., 2009. Long-term plankton studies at the lower Rhine/Germany. *Limnologica*, **39**:14–39.
- 100.** Whitman, R. L.; Nevers, M. B.; Goodrich, M. L.; Murphy, P. C.; Davis, B. M., 2004. Characterization of Lake Michigan coastal lakes using zooplankton assemblages. *Ecol. Indicators* **4**:277–286.
- 101.** Lopes, R. M.; Lansac-Toha, F.; Vale, R.; Serafim, M. J. R., 1997. Comunidade zooplanc-tonica do reservatório de Segredo. p: 39–60. En: Agostinho A. A.; Gomes, L. C. (Ed.) "Reservatório de Segredo, bases ecológicas para o manejo". Eduem (Brasil), 39–60.
- 102.** Landa, G. G.; del Aguila, L. M. R.; Pinto-Coelho, R. M., 2008. Distribuição espacial e temporal de *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera) em um grande reservatório tropical (reservatório de Furnas), Estado de Minas Gerais, Brasil. *Acta Sci. Biol. Sci.* **24**:313–319.
- 103.** José de Paggi, S. B., 2002. New data on the distribution of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Monogononta: Brachionidae): its presence in Argentina. *Zool. Anz.* **241**:363–368.
- 104.** Simões, N. R.; Robertson, B. A.; Lansac-Tôha, F. A.; Takahashi, E. M.; Bonecker, C. C.; Velho, L. F. M.; Joko, C. Y., 2009. Exotic species of zooplankton in the upper Paraná river floodplain, *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885 (Crustacea: Branchiopoda). *Braz. J. Biol.* **69**:551–558.
- 105.** Paggi, J. C. Hallazgo de una especie de cladóceros exótica para la fauna argentina: *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885 (Crustacea, Cladocera). 75° Reunión de Comunicaciones Científicas de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral. INALI–UNL, Presentación de la comunicación Santa Fe, junio.
- 106.** Kotov, A. A.; Taylor, D. J., 2014. *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885 (Cladocera: Daphniidae) invades Argentina. *J. Limnol.* **73**:369–374.
- 107.** Rojas Molina F.; José de Paggi S.; Paggi J. C. Impacts of *Limnoperna fortunei* on zooplankton. En: Boltovskoy D. (Ed.) *Limnoperna fortunei*: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel. Springer. En prensa.
- 108.** Rojas Molina, F.; Paggi, J. C.; Devercelli, M., 2010. Zooplanktonophagy in the natural diet and selectivity of the invasive mollusk *Limnoperna fortunei*. *Biol. Invasions*, **12**:1647–1659.
- 109.** Strayer, D. L., 2008. Twenty years of zebra mussels: lessons from the mollusk that made headlines. *Front. Ecol. Environ.* **7**:135–141.
- 110.** Barnard, C.; Martineau, C.; Frenette, J. J.; Dodson, J. J.; Vincent, W. F., 2006. Trophic position of zebra mussel veligers and their use of dissolved organic carbon. *Limnol. Oceanogr.* **51**:1473–1484.
- 111.** Walks, D. J., 2007. Persistence of plankton in flowing water. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **64**:1693–1702.
- 112.** Basu, B. K.; Pick, F. R. 1997. Phytoplankton and zooplankton development in a lowland, temperate river. *J. Plankton Res.* **19**:237–253.
- 113.** Norris, R. H.; Thoms, M. C., 1999. What is river health? *Freshwater Biol.* **41**:197–209.
- 114.** Décamps, H., 2011. River networks as biodiversity hotlines. *C. R. Biol.* **334**:420–434.
- 115.** Vörösmarty, C. J.; McIntyre, P. B.; Gessner, M. O.; Dudgeon, D.; Prusevich, A.; Green, P.; Davies, P. M., 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature*, **467**:555–561.
- 116.** De Cabo, L.; Puig, A.; Arreguini, S.; Olguín,

- H. F.; Seoane, R.; Obertello, I., 2003. Physico-chemical variables and plankton from the Lower Delta of the Paraná River (Argentina) in relation to flow. *Hydrol. Proces.* **17**:1279–1290.
- 117.** Neumann-Leitão, S.; Nogueira-Paranhos, J. D., 1987. Zooplâncton do rio São Francisco, região nordeste do Brasil. *Trab. Oceanogr. Univ. Fed. PE*, **20**:173–196.
- 118.** Crispim, M. C.; Watanabe, T., 2000. Caracterização limnológica das bacias doadoras e receptoras de águas do rio São Francisco: 1–Zooplâncton. *Acta Limnol. Bras.* **12**:93–103.
- 119.** Meichtry de Zaburlín, N.; Peso, J. G.; Garrido, G. G.; Vogler, R. E., 2010. Sucesión espacio–temporal del plancton y bentos en periodos posteriores al llenado del Embalse Yacyretá (río Paraná, Argentina–Paraguay). *Interciencia*, **35**:897–904.
- 120.** Koste, W.; Hardy, E. R., 1984. Taxonomic studies and new distribution records of Rotifera (Phylum Aschelminthes) from Rio Jatapú and Uatuma, Amazonas, Brazil. *Amazoniana*, **9**:17–29.
- 121.** Brandorff, G.–O., 1976. A new species of *Bosminopsis* (Crustacea: Cladocera) from the Rio Negro. *Acta Amazónica*, **6**:109–114.
- 122.** Santos Silva, E. N.; Robertson, B., 1993. A new species of *Rhacodiaptomus* Kiefer, 1936, from Brazilian Amazon (Crustácea: Copepoda: Calanoida). *Acta Amazónica*, **23**:95–105.
- 123.** Rey, J. et E. Vásquez, 1989. *Bosminopsis brandorffi* n. sp. (Crustacea, Cladocera) une nouvelle espèce de Bosminidae des systèmes Amazone et Orénoque. *Annls Limnol.* **25**:215 – 218.
- 124.** Paggi, J. C., 1973. Contribución al conocimiento de los Rotíferos dulceacuícolas planctónicos de la República Argentina. *Physis*, **32**:321–330.
- 125.** Paggi, J. C., 2006. Redescription and re-evaluation of the taxonomic status of the Neotropical copepod *Diaptomus falcifer* Daday, 1905 (Calanoida: Diaptomidae) *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* **41**:67 – 78.